REPRODUCCION DEL CUCARACHERO COMUN (*Troglodytes aëdon,* Aves, Troglodytidae) EN EL VALLE DEL CAUCA[1]

Por

HUMBERTO ALVAREZ-LÓPEZ[2] MARÍA DOLORES HEREDIA-FLORES[3]
MARÍA CLAUDIA HERNÁNDEZ-PIZARRO[2]

INTRODUCCION

Troglodytes aëdon Vieillot, el Cucarachero común, se encuentra desde Canadá hasta Tierra del Fuego, estando presente además en Trinidad y Tobago y las Islas Falkland (De Schauensee, 1964). En Colombia su distribución comprende todo el Occidente del país a lo largo de las tres cordilleras en las zonas altitudinales Tropical a Templada, la costa del Pacífico, la costa del Caribe, incluyendo la Península de la Guajira, y los Llanos Orientales. La población del Valle del Cauca corresponde a la subespecie *T. a. striatulus,* (De Schauensee, *op. cit.*). Su hábitat preferido lo constituyen sitios de vegetación en estados tempranos de sucesión ecológica y, dentro de éstos, las vecindades inmediatas de las habitaciones humanas, siendo frecuente no sólo en los medios rurales y suburbanos sino también en medios altamente urbanizados siempre que subsistan en los mismos avenidas arboladas, parques, solares y lotes enmalezados.

En Norteamérica el Cucarachero ha sido objeto de estudios detallados en una variedad de aspectos de su biología (Bent, 1948; Dunn, 1976; Kendeigh, 1941, 1963; Kendeigh *et al.,* 1956). En el área tropical de su distribución, a pesar de su relativa abundancia y estrecha asociación con el ambiente urbano, muy poco se conoce sobre su historia natural aparte de lo publicado por Skutch (1953, 1960) con base en sus observaciones en Costa Rica y Guatemala y por Haverschmidt (1952) en Surinam.

---

[1] Contribución Nº 1 de la Estación Biológica del Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

[2] Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 2188, Cali, Colombia.

[3] Departamento de Ecología, Universidad de Sevilla, España.

El presente es un informe parcial de las observaciones realizadas por los autores en un estudio intensivo y a largo plazo de la ecología y el comportamiento de *Troglodytes aëdon* y pretende exponer y evaluar las características básicas de su reproducción, con énfasis en el comportamiento durante la construcción del nido, la incubación, el cuidado parental y el crecimiento y desarrollo de los polluelos.

AREA DE ESTUDIO

Nuetras observaciones sobre *T. aëdon* se llevaron a cabo principalmente en los terrenos de la Estación Biológica Experimental de la Universidad del Valle (3° 32' 20" N y 76° 31' 57" W, 976 m sobre el nivel del mar) en el Municipio de Cali, Departamento del Valle del Cauca, Colombia. Obtuvimos información complementaria en una residencia suburbana próxima y en otros sitios de la Ciudad Universitaria.

La precipitación promedia anual de la región es de 1.438 mm, distribuidos en dos períodos de lluvia con máximos en mayo y octubre, separados por una época seca con un mínimo de precipitación en el mes de julio (Fig. 9). La temperatura no presenta variaciones acusadas a lo largo del año y su media anual es de 23.46° C. De acuerdo con sus características climáticas la región se clasifica como *bosque seco tropical* (bs-T), según el sistema de Holdridge (Espinal, 1968).

Los terrenos de la Estación están dedicados en su mayoría a cultivos experimentales y por lo tanto están sujetos a las perturbaciones de la vegetación que impone el manejo de los cultivos (quema de maleza, roturación del suelo, cosecha, etc.) excepto un pequeño núcleo de unas 2 Ha., relativamente menos perturbado, con vegetación de arbustos y árboles dispersos (*Erythrina* sp., *Ceiba pentandra, Ochroma lagopus, Eugenia jambos, Canangium odoratum, Guazuma ulmifolia, Bauhinia* sp., *Psidium guajaba, Inga* sp., *Jacaranda caucana, Pithecelobium dulce, Ficus* sp.) y una mata de *Guadua angustifolia*. Junto con los dos edificios de la Estación, esta zona de vegetación arbórea constituyó el centro de actividad de la mayoría de las parejas observadas (Figs. 1, 2 y 3).

METODOS

Entre mayo 1977 y febrero 1979 realizamos observaciones sobre los distintos aspectos de la reproducción de *T. aëdon* en 24 nidos, 23 de ellos construidos en 8 cajas nidaderas distribuidas al efecto en el área de estudio y el restante en un entrenudo de guadua. Las cajas utilizadas tienen forma aproximadamente cúbica con 12 cm de lado, siendo un poco más bajas (10 cm)

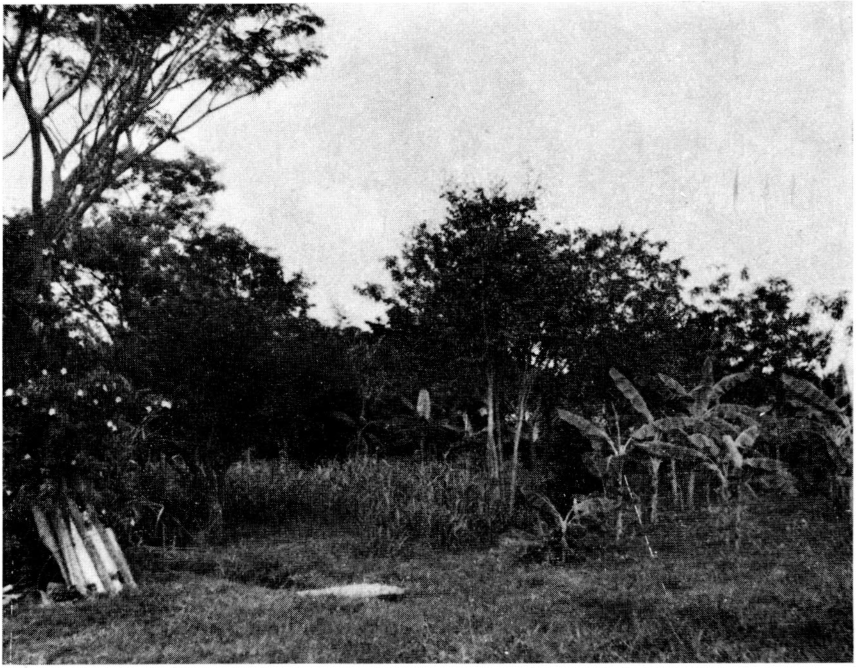

FIGURA 1. Un aspecto de la vegetación en el área de estudio. El nidal 5 (V. figura 3; tabla 2) puede verse en el centro de la fotografía.

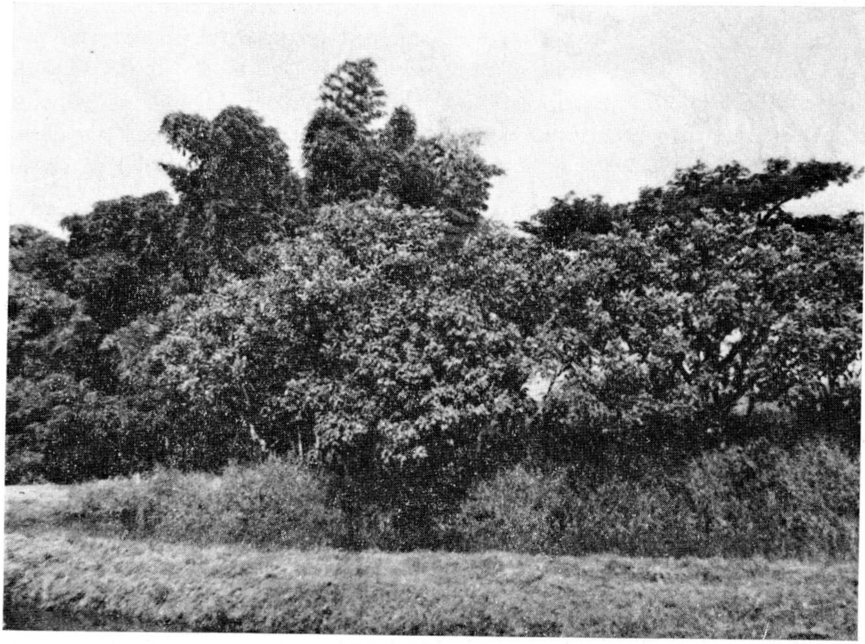

FIGURA 2. Vegetación en el área de estudio. El nidal 6 (V. figura 3; tabla 2) se encuentra oculto por el follaje, aproximadamente en el centro de la fotografía.

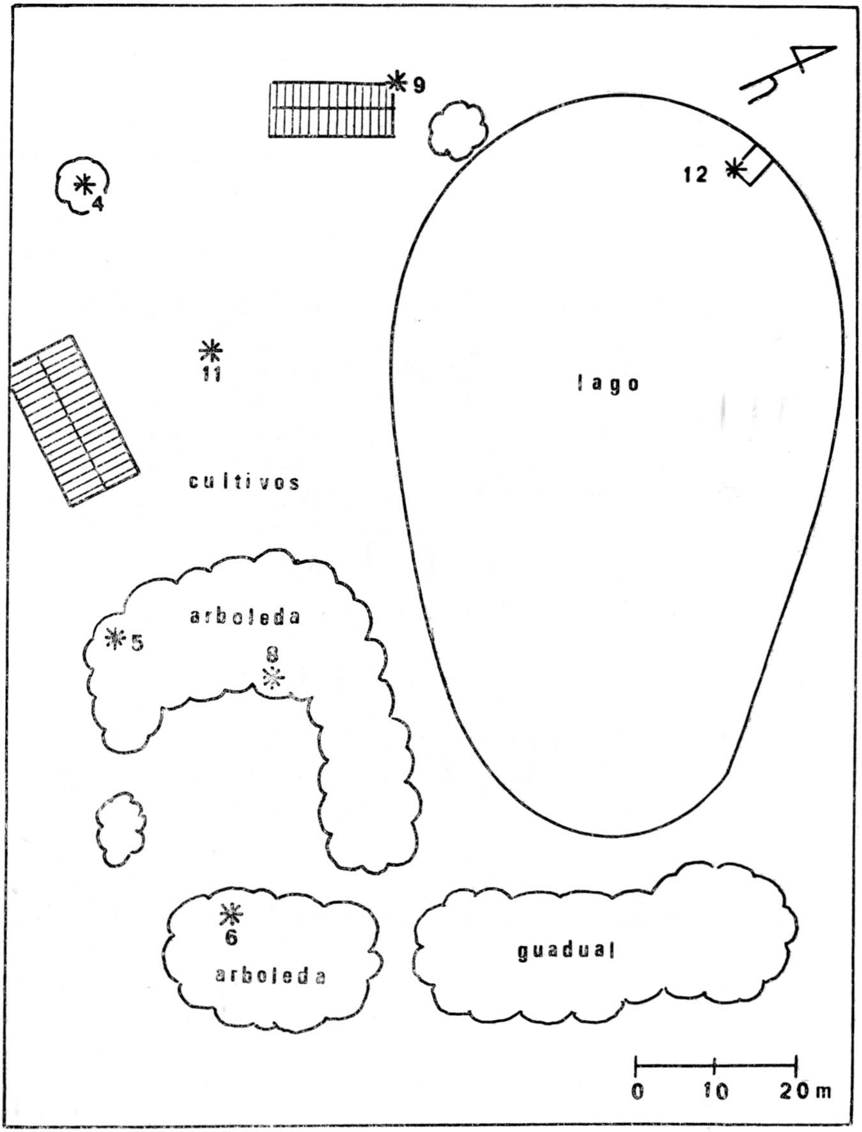
9
4
12
11
lago
cultivos
arboleda
5
8
6
arboleda
guadual
0
10
20 m

FIGURA 3. Mapa parcial del área de estudio. Los asteriscos indican la situación de los sitios de anidamiento con la numeración asignada en la tabla 2.

en el frente para dar una ligera inclinación al techo. El agujero de entrada en el frente tiene unos 2 cm de diámetro. Las cajas fueron construidas con madera de 1 cm de espesor.

Para efectos de reconocimiento individual marcamos 44 Cucaracheros (11 adultos y 33 polluelos) con bandas plásticas tarsales de diferentes colores formando una combinación única para cada individuo. En el texto nos referiremos a los individuos por su número de registro precedido por la letra correspondiente a su sexo (H o M). Los adultos fueron sexados por su comportamiento y/o la presencia o ausencia de parche de incubación en los individuos de parejas con nidos que contenían huevos en las fechas de captura.

Durante los períodos de construcción del nido, incubación y alimentación de los polluelos observamos el comportamiento de los adultos por períodos de duración variable, desde sitios fijos distantes de los nidos 15-25 m y por medio de telescopios de 15X y 20X, utilizando ocasionalmente "casamatas" (refugios camuflados) para facilitar las observaciones a corta distancia, de manera que nuestra cercanía no perturbara el comportamiento de los Cucaracheros. Pesamos los huevos y polluelos con dinamómetros Pesola. Para el seguimiento e identificación individual utilizamos prismáticos de 7X y 10X.

RESULTADOS

Territorialidad.

Cada pareja de *T. aëdon* mantiene la exclusividad de uso de una cierta superficie de terreno ("territorio") mediante una variedad de interacciones con parejas residentes en áreas vecinas y con juveniles y adultos no establecidos aún en un sitio determinado.

La más frecuente de dichas interacciones consiste en la emisión de vocalizaciones de notable complejidad (denominadas aquí "canto completo") por parte de machos que ocupan áreas contiguas. Típicamente dos machos, al detectarse mutuamente, interrumpen su actividad para entablar un intercambio de cantos que se repiten dos o más veces por minuto y que puede prolongarse por períodos superiores a 5 min. Durante estos episodios, cuando los machos se encuentran a corta distancia, es frecuente que uno o ambos suban a árboles o construcciones, sitios desde los cuales continúan cantando. Normalmente abandonan estos sitios elevados después de algunos minutos para reanudar la búsqueda de alimento, emitiendo todavía de vez en cuando un canto completo. Aunque las hembras producen una versión un tanto simplificada del canto de los machos, no tenemos evidencias de su participación en las interacciones territoriales.

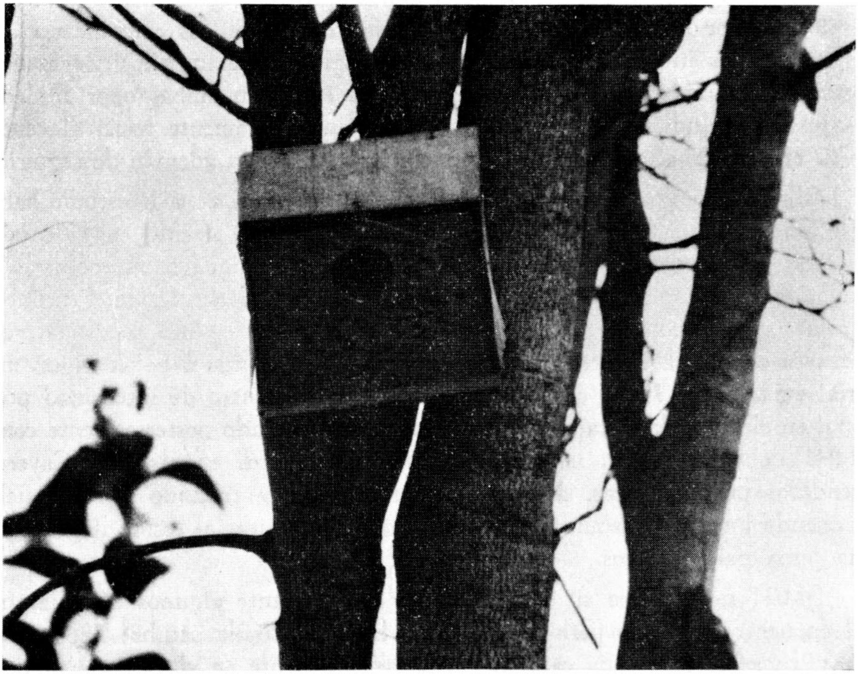

FIGURA 4. Una de las cajas utilizadas como nidales en esta investigación.

El intercambio de vocalizaciones entre machos vecinos continúa de manera estable a lo largo de todo el ciclo de anidamiento, decae con el éxodo de los polluelos y probablemente con la iniciación de la muda y recupera su nivel usual al iniciarse un nuevo ciclo.

Confrontaciones agresivas más directas que la descrita son relativamente raras y en nuestra experiencia nunca tienen lugar entre individuos establecidos desde tiempo atrás en territorios contiguos. En dos ocasiones un macho M-041 que ocupaba el territorio correspondiente a la caja 5, desplazó a tres juveniles que todavía residían en el territorio parental. Los dos encuentros ocurrieron poco después del atardecer en un sitio limítrofe en el cual las guaduas de un emparrado brindaban algunos agujeros regularmente utilizados como dormitorios y en cuya búsqueda habían coincidido los contrincantes. A la vista de los juveniles el macho avanzó a saltos rápidamente y de manera directa hasta casi hacer contacto con uno de ellos. En ambas oportunidades los juveniles eludieron el ataque retirándose inmediatamente hacia el centro de su área habitual de actividad sin que el macho hiciera ademán de seguirlos.

El mismo macho referido anteriormente, al llegar al área de estudio había desplazado de su territorio a un macho joven M-031 nacido en la caja 9 en abril 78. Este último se había establecido desde principios de octubre 78 en las inmediaciones de las cajas 5 y 8, participando activamente en interacciones vocales con los machos vecinos. Varias veces exploró las cajas nidaderas en compañía de otro individuo sin marcar, llegando a poner algún material en la 8. El 13 de octubre 78 sostuvo un encuentro de intensidad poco usual en el árbol de la caja 5 con un macho (el marcado posteriormente como M-041) cuya presencia no habíamos advertido antes en el área. Cayeron prendidos por las patas, aleteando vigorosamente y rodando por el suelo, ignorando nuestra proximidad y permitiéndonos capturar al recién llegado con una jama para insectos.

M-031 persistió en su ocupación del área durante algunos días después del encuentro relatado pero la abandonó hacia el 20 de octubre 78, cuando fue visto explorando una caja instalada recientemente en el extremo opuesto del área de estudio. Para el 22 de octubre 78 M-041 y H-042 ya tenían bien avanzada la construcción de un nido en la caja 5. Esta pareja continuaba en posesión del territorio en febrero 79 al concluir las observaciones. El macho desplazado desapareció del área de estudio.

La totalidad de las parejas marcadas que realizaron en el área de estudio por lo menos dos ciclos de anidamiento permanecieron restringidas durante los mismos a sus áreas iniciales de actividad aunque dentro de éstas hubieran utilizado varias cajas nidaderas en sucesión. Tal fue el caso, por ejemplo de la pareja formada por M-030 y H-029, quienes en un período un poco mayor de un año ocuparon tres diferentes sitios de anidamiento sin modificar nota-

BIBLIOTECA CENTRAL
CANJE
Bogotá, Colombia

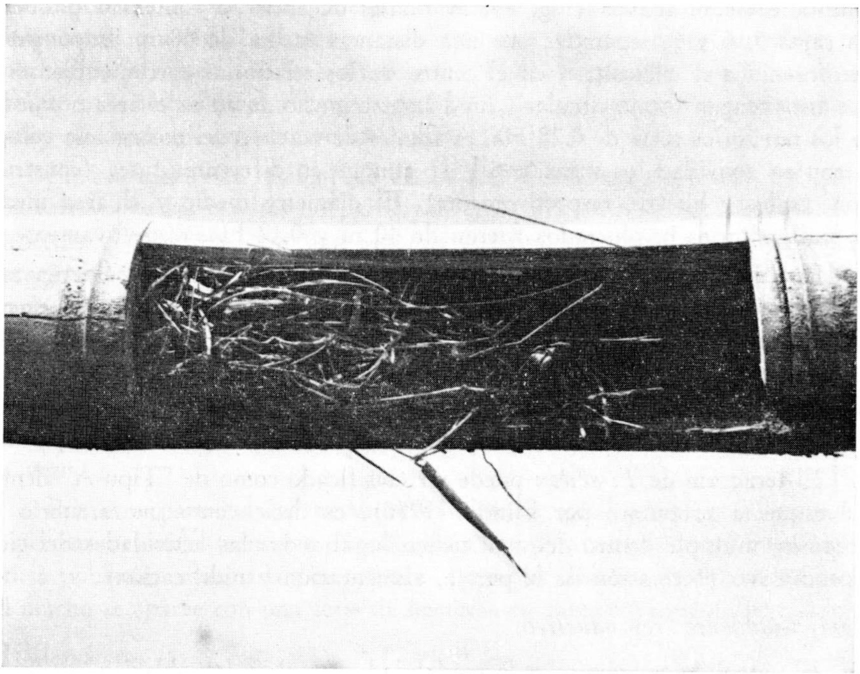

FIGURA 5. Sitio 11 (V. figura 3; tabla 2) en un entrenudo de Guadua. El agujero de entrada se encuentra en el extremo derecho, abajo. El frente fue removido y luego articulado mediante bisagras para facilitar la inspección periódica del nido.

blemente el área cubierta en sus actividades. M-013 y H-011 también se mantuvieron en sus respectivos territorios a pesar de la desaparición y subsiguiente reemplazo de sus parejas. En el caso de H-011 su tiempo de permanencia en el área de estudio fue de por lo menos 17 meses (Tabla 1), durante los cuales construyó 7 nidos en las cajas 6 y 8 distantes entre sí 38 m.

Aunque el tamaño y forma de los territorios no fueron sujetos de evaluación precisa en este estudio, es posible obtener una primera aproximación a la superficie ocupada por cada pareja a partir de las distancias entre nidos simultáneamente activos (Fig. 3). A finales de abril 78 contenían polluelos las cajas 5, 6 y 9, separadas por una distancia media de 60 m. Suponiendo que los nidos se encuentran en el centro de los territorios correspondientes y que éstos tengan forma circular y un diámetro medio de 60 m, el área promedio de los territorios sería de 0.28 Ha. A finales de octubre del mismo año coincidieron en actividad los sitios 5, 6 y 11 aunque en diferentes fases (construcción, pollos y huevos, respectivamente). El diámetro medio y el área media de los territorios involucrados fueron de 40 m y 0.12 Ha. respectivamente.

En Norteamérica el tamaño de los territorios de *T. aëdon* fluctúa ampliamente, al parecer dependiendo de la densidad de la población y de relaciones interespecíficas, entre otros factores (Kroodsma, 1973). El área media según Kendeigh (1941) de 0.40 Ha. Cuando los territorios de *T. aëdon* se superponen con los de *Thryomanes bewickii,* otro troglodítido, su superficie varía entre 0.44 y 1.78 Ha, con un promedio de 0.93 Ha. (Kroodsma, op. cit.).

El territorio de *T. aëdon* puede ser clasificado como de "Tipo A" dentro del esquema propuesto por Hinde (1956), es decir como un territorio de propósito múltiple dentro del cual tienen lugar todas las actividades del ciclo reproductivo (formación de la pareja, alimentación y nidificación).

Comportamiento reproductivo.

El vínculo monogámico es la modalidad general en la población estudiada. Dicho vínculo, evidenciado por la participación de ambos miembros de la pareja en la construcción del nido y en el cuidado parental, persiste durante todo el ciclo reproductivo y con frecuencia se extiende a lo largo de varios ciclos. Esto es, la identidad de la pareja se mantiene durante los períodos intermedios de inactividad reproductiva.

En ningún caso observamos indicaciones de promiscuidad. La Tabla 1 resume la información adquirida sobre duración de la pareja, el número de nidos construidos durante el lapso correspondiente y su localización en el área de estudio. La tabla incluye 11 parejas en las cuales por lo menos uno de los miembros estaba anillado. Puede verse que son relativamente frecuentes las parejas (Nos. 1, 3 y 10) cuyos vínculos se prolongan por 3 ciclos de anidamiento o más y durante períodos próximos y aun superiores a un año.

Sin excepción, todo cambio en la composición de una pareja estuvo precedido por la desaparición de uno de sus componentes sin que, por otra parte, hubiéramos tenido evidencias de que el miembro faltante hubiera establecido un nuevo vínculo antes de desaparecer. Así, en la pareja N° 2 (Tabla 1) H-06 desapareció después de su primer nido. A continuación el macho M-013 formó pareja con H-018 durante tres ciclos consecutivos.

En el caso de H-011 (Tabla 1) el número de machos diferentes con los cuales estuvo asociada en 7 nidos puede ser sólo aparente. El macho M-025 fue capturado y marcado cuando alimentaba polluelos en un nido (caja 6) después de que H-011 había estado apareada en dos nidos anteriores con machos sin marcar en una caja cercana (N° 8). Es posible, por lo tanto, que en uno o en ambos casos se tratara de M-025, lo cual extendería a tres o cuatro ciclos de anidamiento su asociación con H-011.

En Norteamérica los machos de *T. aëdon* son con frecuencia polígamos. En tales casos los machos no participan en la alimentación de los polluelos y proceden a aparearse con una segunda hembra mientras la primera todavía está ocupada en el cuidado de su nidada. En ocasiones llegan los machos a mantener vínculos simultáneos con dos hembras, caso en el cual el macho solo alimenta a los polluelos de una nidada. (Kendeigh, 1941). Skutch (1953) no informa de ningún caso de poliginia en esta especie en América Central. Según este último autor el alto grado de participación del macho en el cuidado de la prole excluye la posibilidad de su asociación con más de una hembra a la vez.

Por otra parte, si las hembras tienden en igual grado que los machos a permanecer en el territorio durante los intervalos entre nidadas, como ocurre en la población estudiada por nosotros, se minimizan las posibilidades de que el macho se aparee con una serie de hembras en sucesión (poliginia seriada).

Anidamiento.

Los Cucaracheros construyen sus nidos en una amplia variedad de situaciones cuyo común denominador se reduce a una cavidad con una vía de acceso relativamente estrecha. En el ambiente suburbano, en sustitución de los troncos huecos y otras cavidades naturales que utilizan en medios menos modificados, estas aves adoptan con presteza las múltiples oportunidades que al efecto les brindan las habitaciones humanas y otras construcciones, llegando a anidar en sitios tan disímiles como recipientes de cocina abandonados y las cajas de los contadores de energía eléctrica.

Los Cucaracheros comparten con muchos otros miembros de la familia Troglodytidae el hábito de refugiarse durante la noche en sitios relativamente fijos para cada individuo. Algunas especies construyen nidos exclusivamente para tal efecto, por lo general cerrados y con una pequeña entrada lateral

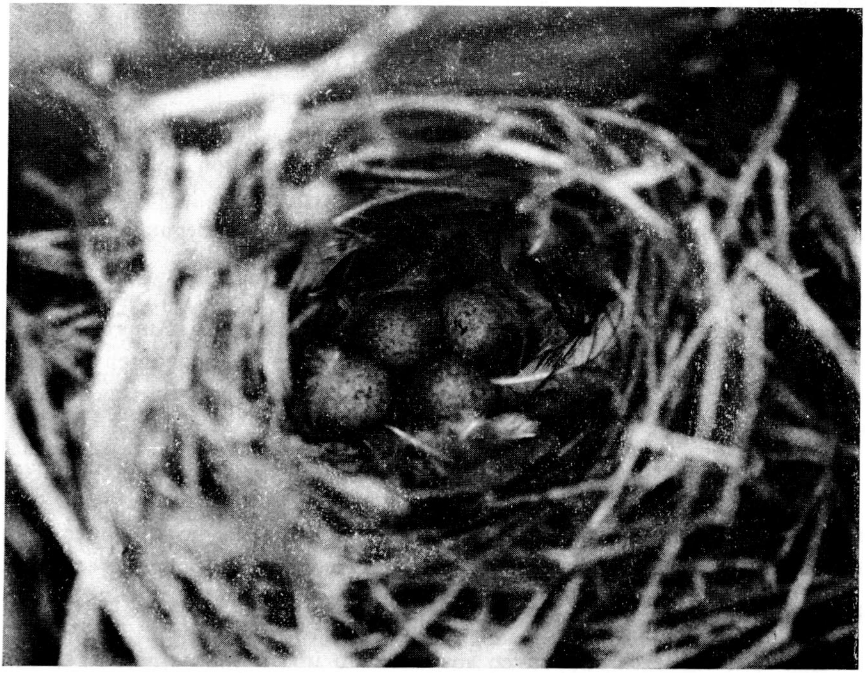

Figura 6. Nido y huevos de *Troglodytes aëdon* en un nidal.

(Skutch, 1940). En el caso de *T. aëdon* los dormitorios consisten en oquedades de tamaño apenas suficiente para alojar al usuario y en las cuales éste introduce ocasionalmente escaso material (hierbas secas, papeles, etc.), probablemente en un intento de acondicionarlas para el anidamiento.

Para fines de reproducción, sin embargo, las cavidades elegidas suelen ser sustancialmente mayores que los simples dormitorios. Esta preferencia se hizo evidente en nuestro estudio en el hecho de que, con una sola excepción (No. 11, Tabla 2), los nidos fueron construidos en las cajas nidaderas a pesar de la abundancia de cavidades naturales en el sitio, muchas de las cuales eran utilizadas asiduamente como dormitorios.

La escogencia de los sitios para la instalación de las cajas en este estudio obedeció al propósito de cubrir una variedad de situaciones dentro del área descrita. Es necesario advertir que, debido a que todas las cajas no estuvieron disponibles durante todo el tiempo y a que los trabajos que se realizan en la Estación imponían una mayor perturbación en unos sitios que en otros, el número de nidos construidos en cada caja no puede ser interpretado como una medida del grado de preferencia de *T. aëdon* por una situación particular.

La construcción del nido consiste en el acondicionamiento de la cavidad mediante la adición de materiales variados. Al igual que en muchas otras especies de passeriformes los Cucaracheros acomodan en su sitio cada pieza de material aportada, de manera tal que se configura una concavidad de forma semi-esférica cuyo diámetro y profundidad disminuyen paulatinamente hasta llegar a unas dimensiones que son relativamente constantes para cada especie. En *T. aëdon* esta concavidad, la cámara de incubación, tiene inicialmente unos 5 cm de diámetro y 2-3 cm de profundidad. Posteriormente la cámara de incubación aumenta a 6-7 cm de diámetro y 3-4 cm de profundidad debido a la presión que ejercen los polluelos y a la consiguiente compactación del material. En las cajas nidaderas la cámara de incubación se encontró siempre desplazada hacia una de las esquinas opuestas al agujero de entrada y separada de la pared de la caja por una capa relativamente fina de material.

El nido terminado consta de tres tipos generales de material dispuestos en capas aproximadamente concéntricas:

a) Una base de material grueso de relleno constituido por elementos secos (ramitas, pecíolos y raquis de hojas, vainas secas de leguminosas, hierbas) y que representa 70-90% del volumen total del nido. La selección de los materiales componentes de esta primera fracción parece obedecer simplemente a lo que se encuentre con abundancia dentro del territorio. Mientras que en un nido los raquis de las hojas compuestas de *Inga sp.* formaban la casi totalidad de los ítems utilizados, en otro nido, próximo a un sembrado de sorgo cosechado días antes, la base había sido construida con las hojas secas y enrolladas de dicha planta.

b) Una capa de material más fino y flexible (raíces, fibras, corteza, hierbas finas), densamente compactado y entrelazado, separando la base y la cámara de incubación.

c) El revestimiento interno de la cámara de incubación, cuyo mayor volumen está compuesto por plumas y materiales como trozos de polietileno (proveniente de empaques comerciales), papel celofán y hojas secas. En todos los nidos encontramos además pedazos de piel (mudas) de serpientes y lagartos. Entre las plumas identificamos las de las siguientes especies: *Colinus cristatus, Bubulcus ibis, Milvago chimachima, Forpus conspicillatus, Columbigallina talpacoti, Troglodytes aëdon, Turdus ignobilis, Sporophila nigricollis, Cyanocompsa sp., Volatinia jacarina* y *Molothrus bonariensis,* todas ellas aves comunes en el área de estudio. Las dos últimas fracciones (b y c) representan entre 10 y 30% del volumen total.

En la Tabla 3 consignamos los pesos de las distintas fracciones para tres nidos. La mayor fluctuación se observa en la correspondiente a la base y obedece a las diferencias ya mencionadas en la selección de los materiales (chamizas y raquis de hojas en los nidos 1 y 3 vs. hojas secas de sorgo en el nido 2). Por el contrario, la variación es mínima para el peso de los materiales de revestimiento de la cámara de incubación (9.03, 9.08 y 7.11% respectivamente). Probablemente tanto la calidad como la cantidad de los materiales que están en contacto directo con huevos y polluelos obedece a requerimientos más estrictos, dada su función en el mantenimiento de un ambiente térmico relativamente estable.

En cavidades más pequeñas que las provistas por las cajas nidaderas el material grueso de relleno se reduce proporcionalmente. El nido 11 (Tabla 2) estaba alojado en el extremo de un espacio cilíndrico horizontal de unos 30 cm de longitud por 5 cm de diámetro, con un agujero de acceso por el extremo opuesto y en la parte inferior. Aquí el material grueso se limitaba a un piso delgado de ramitas y hierbas secas sobre el cual descansaba una capa, también relativamente reducida, compuesta por los materiales de revestimiento ya descritos.

Dentro del ciclo reproductivo de *T. aëdon* la etapa de construcción del nido es la de duración más variable. Si se considera que esta fase se extiende desde el día en que aparecen los primeros materiales en la caja hasta el día anterior a la fecha de postura del primer huevo, la duración del proceso de construcción varía entre 8 y 37 días, con un promedio de 20.21 días para 14 nidos.

La rata de aporte de materiales no es constante a lo largo de todo el proceso de construcción, alternando períodos de intensa actividad (hasta de 9 visitas por hora) con recesos que pueden prolongarse durante un día o más.

En general se observa mayor actividad de construcción en las horas de la mañana, reduciéndose en la tarde a algunas visitas ocasionales y sin gran aporte de material.

Por otra parte, el tiempo dedicado por la pareja a cada una de las fracciones del nido no parece guardar proporción con el volumen relativo ni con el peso de las mismas. En un nido cuya construcción tomó 18 días la base estaba completa en el séptimo día. En otro nido, construido en 19 días, la cámara de incubación ya aparecía totalmente revestida de plumas al quinto día; durante los catorce días restantes los Cucaracheros se limitaron a añadir ocasionalmente alguna pluma y otro material fino. En un tercer caso el nido fue terminado en cinco días, produciéndose tres días después la postura del primer huevo. Cabe anotar que cada pieza de material es transportada individualmente, de manera que el revestimiento de la cámara de incubación, constituido principalmente por plumas, es la fase de la construcción que requiere del mayor esfuerzo por el pequeño tamaño de los componentes individuales. Sin embargo el revestimiento queda terminado en el plazo de dos o tres días.

Macho y hembra colaboran en la construcción del nido. El macho aporta materiales con mayor asiduidad que la hembra durante los primeros días, cuando todavía está en progreso la base del nido. Hacia el final, durante, el revestimiento de la cámara de incubación, la hembra trae material con mayor frecuencia que el macho. En un nido observado durante 2.25 hr hacia el final de su construcción registramos 19 visitas con material, 15 de las cuales (79%) correspondieron a la hembra.

En contraste con la actitud de cautela que mantiene la mayoría de passeriformes cuando se encuentran en la vecindad de su nido, los Cucaracheros (tanto machos como hembras) suelen cantar cada vez que visitan el nido para traer material, bien sea antes o después de depositarlo y usualmente desde el sitio mismo del nido.

Huevos.

Sobre un fondo de color crema los huevos de *T. aëdon* están profusamente salpicados de pequeñas manchas pardo-rojizas, generalmente con mayor densidad en el polo más ancho, donde con frecuencia queda completamente oculto el color del fondo. Dentro de una misma nidada o postura es corriente encontrar huevos con muy diferentes densidades de salpicado e intensidades de pigmentación. Mientras que unos son de apariencia general clara, con manchas pequeñas y difusas de distribución muy uniforme en toda la superficie del cascarón, otros aparecen más oscuros, bien sea por una mayor densidad de manchas o una mayor intensidad de pigmentación o una combinación de ambos factores.

Existe también alguna variación en cuanto a peso, dimensiones y forma de los huevos, características que se resumen en la Tabla 4. Mediante un índice de forma que relaciona el diámetro y la longitud se evalúan las variaciones en forma, las cuales tienen como efecto que algunos huevos parezcan más alargados que otros. La Figura 7 muestra la distribución de los pesos en una muestra de 58 huevos.

En *T. aëdon* los huevos son puestos a intervalos de 24 horas aproximadamente. Según Skutch (1953) la hora de postura es igual para todos los huevos de una nidada, generalmente poco antes o poco después del amanecer.

El número de huevos por nidada varía entre 2 y 4, con un promedio de 3.25 (d.s. = 0.356) para una muestra de 20 nidos. En Centroamérica el tamaño de la postura varía entre 2 y 5 con un promedio de 3.65 (n = 38 nidos) (Skutch, 1953). Según Haverschmidt (1952) en Surinam la mayoría de las nidadas tienen 3 o 4 huevos. Hudson (citado por Skutch, 1953) registró nidadas de 9 huevos en Argentina. En Norteamérica se han registrado posturas hasta de 12 huevos, pero el promedio es apenas superior a 6 huevos por postura (Bent, 1948).

En cuanto a tamaño de la postura *T. aëdon,* por lo tanto, se comporta de acuerdo con la tendencia generalizada de un menor número de huevos por nidada en los trópicos que en las zonas templadas. Igualmente, como podría esperarse de una especie que habitualmente anida en cavidades, según una de las predicciones de la teoría de Cody (1966), en *T. aëdon* el mencionado gradiente es menos acusado que para otras especies de passeriformes que construyen nidos abiertos. Probablemente el anidamiento en cavidades confiere una mayor protección ante los predadores y relaja al menos parcialmente una de las presiones selectivas responsables por la disminución del tamaño de la postura en los trópicos (Cody, *op. cit.*).

El máximo número total de huevos puestos por una hembra durante el presente estudio fue de 20, distribuidos en 7 nidadas en un período de 17 meses, cuatro de ellas entre noviembre 77 y septiembre 78 (H-011, Tablas 1 y 5). En Costa Rica el máximo número de nidadas exitosas registradas en un ciclo anual para una hembra ha sido igualmente de 4 (Skutch, 1953).

El mínimo intervalo registrado entre posturas fue de 48 días; en este caso la segunda postura fue iniciada tan solo 14 días después de que hubieran abandonado el nido los polluelos de la nidada anterior. Nuestros datos están dentro del rango determinado por Skutch (1953) para la misma especie en Centroamérica. Según este autor, en dos casos de pérdida de la nidada poco después de completadas las posturas, los primeros huevos de las posturas de reemplazo aparecieron entre 15 y 17 días más tarde.

Encontramos nidos con huevos o polluelos en todos los meses del año excepto marzo. La actividad reproductiva para el período enero 78 - febrero 79

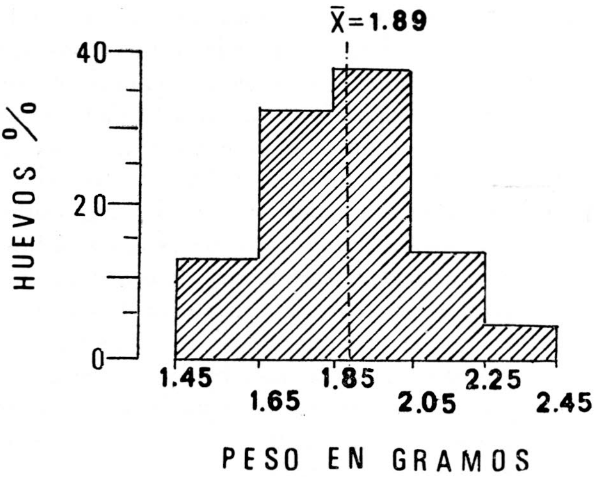

Figura 7. Distribución de frecuencias en el peso de los huevos de *Troglodytes aëdon.*

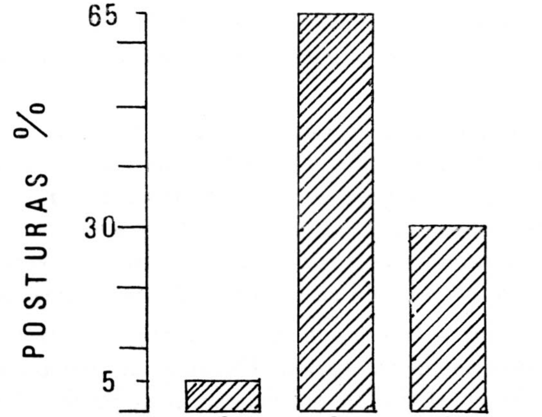

Figura 8. Distribución de frecuencias en el tamaño de las posturas de *Troglodytes aëdon.*

(14 nidos) aparece relativamente concentrada en dos picos (abril y noviembre-diciembre) alternados con bajas acentuadas durante los meses de marzo y julio - septiembre. En la Figura 9 se aprecia el paralelismo entre las distribuciones temporales de la precipitación y de la actividad reproductiva de los Cucaracheros, reflejada esta última en el número de nidos que contenían huevos o polluelos en cada uno de los meses del año dentro del área de estudio. En Trinidad el mayor número de nidos de *T. aëdon* registrados corresponde al mes de mayo, en coincidencia con la iniciación de la época lluviosa (French, 1973). En Costa Rica la actividad reproductiva de la especie en cuestión llega a su máximo en marzo, al final de la época seca (Skutch, 1953). Parece probable, por lo tanto, que la precipitación, bien sea de por sí o a través de algún otro factor como podría ser la abundancia de artrópodos, obre como el estímulo ambiental de mayor importancia para la inducción de la actividad reproductiva de la población en estudio.

Incubación.

En *T. aëdon* sólo la hembra se ocupa de incubar los huevos. El macho continúa visitando el nido después de la postura, aunque en tales visitas no suele detenerse más de unos cuantos segundos. Típicamente macho y hembra se reúnen durante los intervalos de reposo de esta última y el macho regresa con ella al nido en el momento de reiniciar la incubación. En tales ocasiones ambos miembros de la pareja cantan desde el nido mismo o su vecindad inmediata. Con frecuencia la hembra canta al abandonar el nido después de un período de incubación y obtiene casi invariablemente respuesta del macho. Al contrario de lo que ocurre en otros troglodítidos en *T. aëdon* el macho no alimenta a la hembra durante el período de incubación, a pesar de que regularmente se les ve a corta distancia uno de otro mientras buscan alimento en las cercanías del nido.

La hembra dedica a cubrir los huevos la mayor parte de su tiempo diurno, fluctuando dicha proporción entre 65 y 88% para períodos individuales de observación. La Tabla 6 resume nuestra información para los períodos de incubación y recesos obtenida en 21.36 hr de observación en varios nidos. La Figura 10 ilustra la sucesión de períodos de atención y recesos de la hembra a lo largo de 6 hr de observación en el primer día de incubación.

En el día anterior a la eclosión de los primeros polluelos se opera un cambio en la constancia de incubación. Durante un período de observación de 08.00 a 12.00 hr en el día 14 de incubación la hembra interrumpió con frecuencia sus sesiones de incubación, alcanzando un promedio de duración de las mismas de solo 12.1 min (mínimo 7, máximo 14).

Cuando todos los polluelos de una postura no eclosionan simultáneamente la hembra debe dividir su tiempo entre la alimentación de los primeros

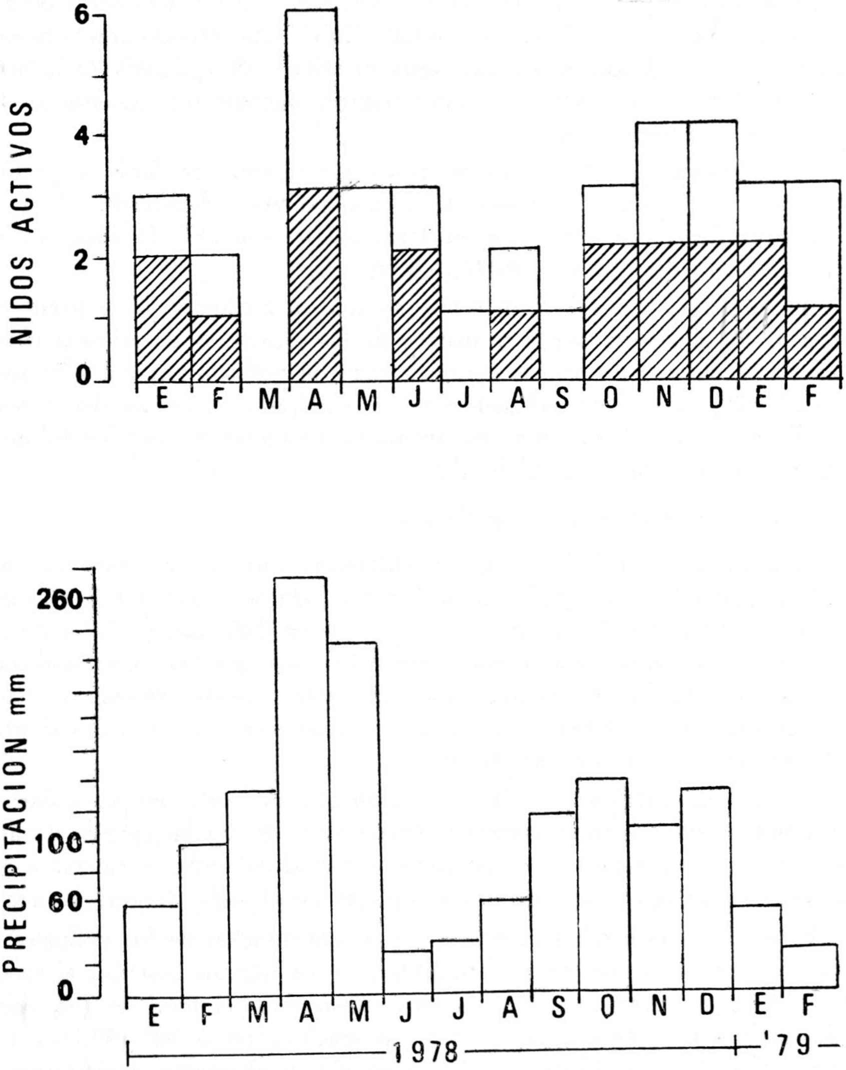

Figura 9. Arriba: Distribución mensual de la actividad reproductiva de *Troglodytes aëdon*. Barras rayadas: nidos con huevos. Barras claras: nidos con polluelos. Abajo: Precipitación mensual durante el período de estudio.

polluelos y la incubación de los huevos restantes, lo cual se traduce en un acortamiento de los períodos de atención, así como de los intervalos de ausencia. En un nido observado durante 3 hr (15.00 a 18.00 hr) el día de la eclosión del primer polluelo, la hembra trajo alimento 12 veces y realizó 17 sesiones de incubación de 1 a 17 min de duración con un promedio de 4.64 min.

En horas más tempranas del día, sin embargo, la hembra tiende a permanecer más tiempo en el nido en cada sesión. En el nido referido anteriormente eclosionó un segundo polluelo al día siguiente. Entre 08.00 y 10.00 hr la hembra cubrió los dos polluelos y el huevo restante durante tres sesiones de 37, 13 y 50 min respectivamente.

Considerando que el período de incubación se extiende desde la postura del último huevo hasta la eclosión del último polluelo (Kendeigh, 1963), la duración de dicha fase varía para nuestros nidos entre 14 y 16 días, con un promedio de 15 días (d. s. = 0.577, n = 6 nidos).

Sin embargo, la incubación puede iniciarse en cualquier día a partir del comienzo de la postura según se deduce de las secuencias de eclosión observadas en 12 nidos. En cinco de ellos eclosionó un polluelo por día ("eclosión seriada"); en cuatro nidos eclosionaron 2 ó 3 polluelos el primer día y luego un polluelo por día. Finalmente, en tres nidos eclosionaron todos los polluelos el mismo día ("eclosión simultánea").

Alimentación y cuidado de los polluelos.

A partir de la eclosión y aproximadamente durante los primeros siete días del desarrollo de los polluelos, la hembra todavía dedica a cubrirlos una proporción apreciable de su tiempo (37% en promedio). Sus períodos dentro del nido son en general más cortos ($\bar{x} = 8.45$ min) que los correspondientes a la fase de incubación, aunque ocasionalmente pueden prolongarse hasta cerca de una hora (54 min en un caso). Usualmente estos períodos diurnos de cubrimiento no exceden los 10 min.

En los días subsiguientes, hasta el abandono del nido por los polluelos, la hembra se limita a traer alimento, deteniéndose de vez en cuando durante unos minutos para reposar, reorganizar el material del nido, o esperar a que los polluelos defequen. La hembra se refugia en el nido durante la noche.

El macho y la hembra colaboran en la alimentación de los polluelos en el nido y durante el período de dependencia de los mismos posterior al éxodo. En 114.8 hr de observación en 10 nidos registramos un total de 798 visitas de los padres con alimento, de las cuales el macho efectuó 360 (45.1%) y la hembra 438 (54.9%) (Tabla 7). La diferencia es altamente significativa en favor de la hembra (Xi cuadrado = 7.42, g. l. = 1, $0.005 < p < 0.010$) lo cual indica que ésta, en general, hace un mayor aporte que el macho a la alimentación de los polluelos.

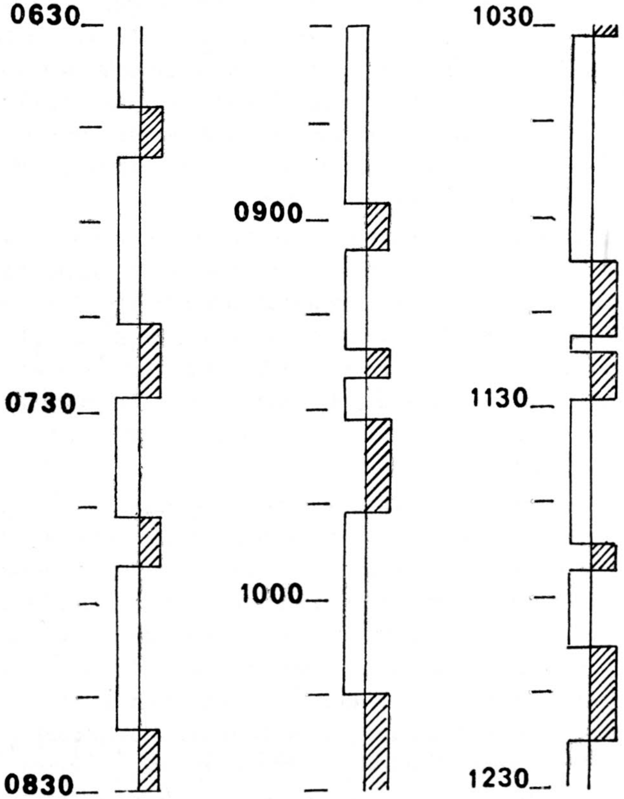

FIGURA 10. Sucesión de períodos de atención y recesos por una hembra en 6 hr de su primer día de incubación. Barras claras: hembra en el nido. Barras rayadas: hembra ausente.

Los adultos traen alimento al nido entre 1.8 y 4.2 veces por hora para cada polluelo, con un promedio global de 2.83 visitas por hora y por polluelo (Tabla 7). En contraste con nuestros datos Skutch (1953) registró para la especie en Costa Rica entre 4.3 y 8.4 visitas con alimento por hora y por polluelo. El promedio de visitas determinado por Haverschmidt (1952) en Surinam fue de 3.75 por hora y por polluelo (máximo 5.25, mínimo 2.75) en 6 períodos de observación de 1 hr para un nido con 4 polluelos. Por otra parte, el primero de los autores citados informa que ocasionalmente los adultos de *T. aëdon* llevan al nido varios insectos a la vez, en tanto que en nuestra experiencia los padres transportan al nido un solo ítem en cada visita a los polluelos. Una explicación de estas diferencias requeriría de información precisa sobre variables tales como disponibilidad de alimento, tamaño de las presas y abundancia relativa de artrópodos en las varias clases de tamaño, entre otras, para las localidades en cuestión.

Los Cucaracheros comienzan a alimentar a sus polluelos al amanecer, hacia las 06.00 hr. Esta actividad tiene un máximo de intensidad en las primeras horas de la mañana hasta aproximadamente las 09.00 hr, con tasas que ocasionalmente alcanzan a 5.4 visitas por hora y por polluelo. El número de visitas por unidad de tiempo disminuye de manera irregular hasta llegar a un mínimo en las primeras horas de la tarde (2.6 visitas/hora/polluelo entre 14.30 y 15.30 hr) para alcanzar un segundo pico entre 16.30 y 17.30 hr de 3.4 visitas/hora/polluelo.

Insectos y arañas constituyen con pocas excepciones la dieta suministrada por los adultos a los polluelos y juveniles dependientes. Las presas capturadas son llevadas rápidamente al nido en el pico, lo cual permitió en un número de casos (464) la identificación de los ítems a nivel de Familia o de Orden (Figura 12). Los lepidópteros (adultos y larvas) junto con los saltamontes (Acrididae) y arañas conforman un poco más del 80% de las presas identificadas. En menor proporción, aunque de manera regular en todos los nidos estudiados, están representados los grillos de tierra (Gryllidae), grillos (Tettigoniidae) y cucarachas (Blattidae). Himenópteros, dípteros, hemípteros, mántidos, dermápteros y coleópteros (larvas y adultos) fueron registrados ocasionalmente y agrupados constituyen una fracción apenas superior al 5%.

Los polluelos reciben su primer alimento dentro de la hora siguiente a la eclosión. Durante el primer día las presas que los padres traen al nido suelen ser pequeñas, de unos 0.5 cm de longitud y aun menores. Posteriormente el tamaño de las presas fluctúa alrededor de 1 cm y sólo ocasionalmente supera los 2 cm de longitud, siendo las presas mayores, por lo general, larvas de lepidóptero, cucarachas y, ocasionalmente, lombrices de tierra.

Es muy probable que la dieta de los Cucaracheros incluya una variedad de presas todavía más amplia de la aquí registrada ya que en muchos casos

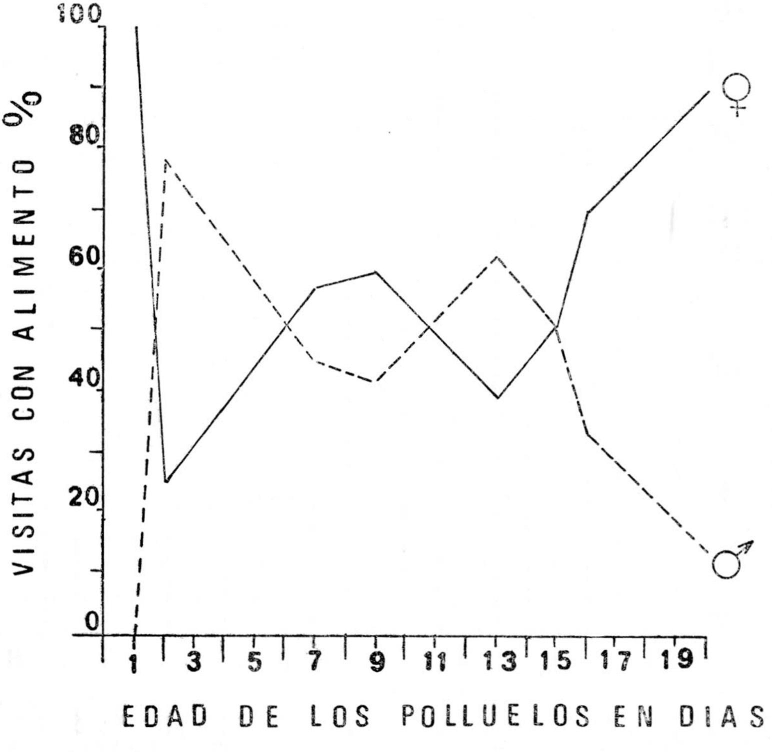

Figura 11. Contribución relativa de macho y hembra a la alimentación de una nidada de tres polluelos.

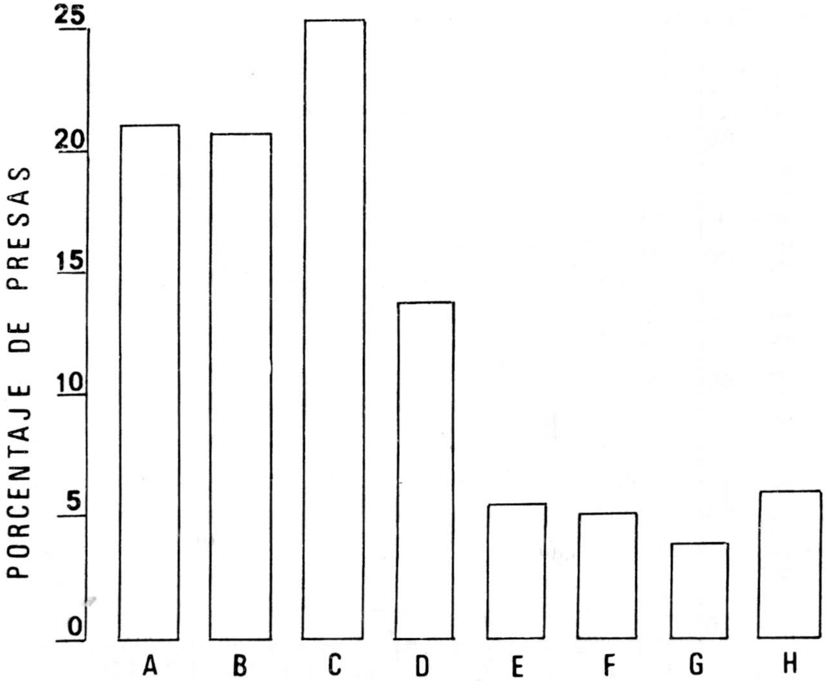

FIGURA 12. Distribución de frecuencias de los grupos de invertebrados dentro de los ítems traídos al nido por los adultos. a. Lepidóptera, larvas; b. Lepidóptera, adultos; c. Acrididae; d. Arañas; e. Gryllidae; f. Blattidae; g. Tettigoniidae; h. Miscelánea (Hymenoptera, Diptera, Hemiptera, Mantidae, Dermaptera, Coleoptera; larvas y adulos), Odonata, Anelidae.

los ítems no pudieron ser identificados debido a su pequeño tamaño y/o a la rapidez con que los adultos portadores entraban a las cavidades.

Además de alimentar a los polluelos los adultos se ocupan de mantener limpio el nido retirando las deyecciones tan pronto como los polluelos las producen. Tales deyecciones, al igual que en la mayoría de las aves passeriformes, tienen la forma de pequeños paquetes ("sacos fecales") debido a una envoltura membranosa que facilita su transporte por los adultos a buena distancia del nido. Por lo general al salir del nido después de haber traído alimento, los adultos llevan un saco fecal en el pico. Con igual presteza los padres retiran del nido los cascarones de huevo, los huevos rotos o infértiles y los polluelos muertos. La tasa de remoción de sacos fecales aumenta gradualmente de 0.14 a 0.7 por hora y por polluelo durante los primeros 7-8 días de edad y fluctúa ligeramente alrededor de 1.0 a partir de los 10-11 días hasta el éxodo.

El estado de desarrollo de los polluelos en el momento de abandonar el nido no les permite todavía adquirir por sí mismos su alimento, de manera que el período de dependencia se prolonga hasta unos días después del éxodo. Durante este tiempo las observaciones se dificultan ya que los polluelos se refugian generalmente en vegetación arbustiva densa y permanecen relativamente estacionarios mientras los adultos les llevan el alimento. Por otra parte estos últimos se muestran más huidizos, absteniéndose de alimentar a los polluelos en tanto que el observador permanezca en la vecindad.

Al cabo de la segunda semana después del éxodo todavía puede verse a los polluelos siguiendo a los adultos y solicitando alimento con insistencia pero ya sin obtener respuesta, lo cual indica que para esos días el período de dependencia alimenticia ha terminado prácticamente.

Al atardecer, durante los primeros días posteriores al éxodo, los padres conducen a los juveniles a alguna cavidad adecuada como refugio para pasar la noche, con frecuencia el mismo nido. En una oportunidad observamos a ambos padres entrando repetidamente al nido que los polluelos habían abandonado ese día. Los tres polluelos hicieron varios intentos de seguir a los adultos al interior de la cavidad volando desde el suelo, pero fracasaron cada vez al no poder asirse al agujero de entrada y finalmente se refugiaron en la maleza cercana.

Después de haber abandonado el nido los juveniles pueden retornar al mismo durante el día. En dos ocasiones encontramos en sus nidos, en las horas del medio día, a polluelos que habían efectuado su éxodo esa misma mañana.

Crecimiento y desarrollo de los polluelos.

Los polluelos de *T. aëdon* eclosionan en un estado de desarrollo relativamente precario. Son ciegos y desnudos (psilopédicos), sin más plumaje que

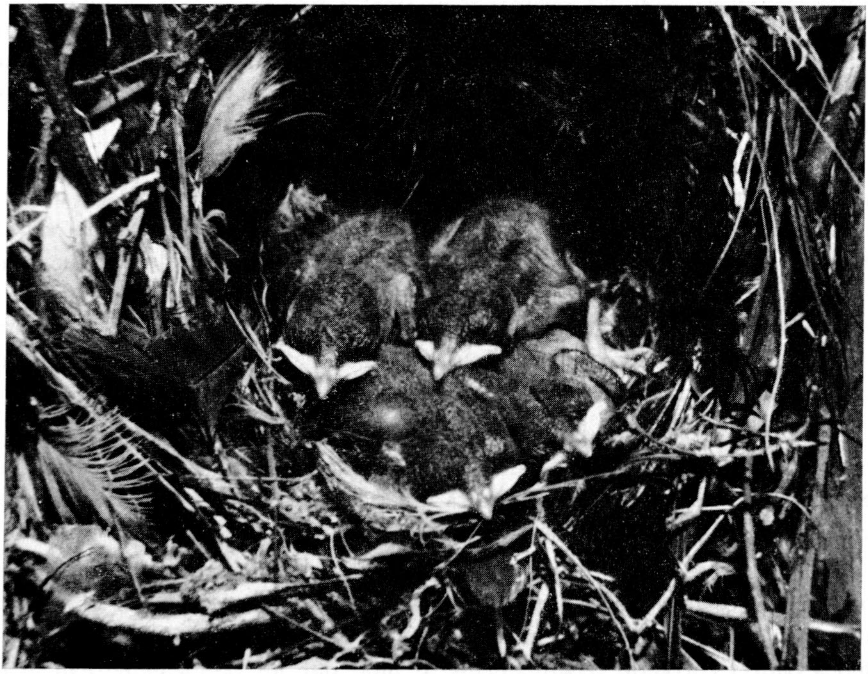

FIGURA 13. Polluelos de *Troglodytes aëdon* en su tercer día después de la eclosión.

CANJE
Bogotá, Colombia

dos mechones ralos de plumón natal, uno en la región occipital y otro en la región dorso-lumbar. Es muy visible el "diente del huevo", una aguda excrecencia córnea cerca al ápice de la mandíbula superior. Son incapaces de locomoción alguna y su único movimiento coordinado consiste en levantar la cabeza y abrir la boca en actitud de solicitar alimento, exhibiendo el color rojo del paladar enmarcado por los repliegues orales amarillos. Este movimiento se produce durante los primeros días en respuesta a una variedad de estímulos táctiles como son el sacudir ligeramente el nido o tocar a los polluelos.

En el segundo día los pterilos o regiones del plumaje aparecen claramente delimitados por el oscurecimiento de las zonas correspondientes. Un día más tarde los pterilos son aún más conspicuos por la aparición incipiente de los cañones de las plumas.

Los ojos se abren en el cuarto día aunque ello se advierte únicamente por una muy tenue hendidura que separa los párpados y deja ver el iris. En este día emergen los cañones correspondientes a las primarias y secundarias. Al sexto día todos los demás pterilos ya están cubiertos de cañones. Los ojos están completamente abiertos y los polluelos dejan de responder con el movimiento de solicitud de alimento a estímulos táctiles. Si se colocan sobre la superficie dorsal los polluelos recuperan por sí mismos su posición normal.

A los ocho días comienzan a salir las plumas de sus cañones en todos los pterilos, excepto las regiones dorsales, las alas y la cola. Los polluelos pueden asirse con las patas a un soporte, aunque su equilibrio es precario y deben apoyarse en las alas abiertas.

En su noveno día los polluelos han ganado apreciablemente en actividad muscular, lo cual se traduce en forcejeo no coordinado al ser manipulados. A los diez días pueden avanzar a pequeños saltos, apoyados en los tarsos. Al ponerlos en el agujero de la cavidad los polluelos saltan rápidamente al interior y se refugian en el nido.

A los once días responden a las sacudidas de la cavidad agazapándose en el interior del nido y permaneciendo quietos. Su aspecto dorsal aparece bien cubierto por las plumas, pero en la superficie ventral el plumaje de contorno no ha alcanzado a cubrir todavía los apterios o regiones desnudas.

En el día 13 las rémiges primarias y secundarias comienzan a salir de sus cañones. Todo el cuerpo aparece bien cubierto excepto la región perianal. Al ser manipulados tratan de escapar corriendo a saltos, ya sin apoyar los tarsos en el suelo. Un día más tarde el plumaje de contorno cubre el cuerpo completamente. Pueden volar trechos cortos pero sin control direccional. Al caer al suelo se refugian entre la hierba y permanecen agazapados.

A partir del 16 día los polluelos pueden abandonar el nido espontáneamente. Los cañones de las rémiges se han desgastado y no cubren más del

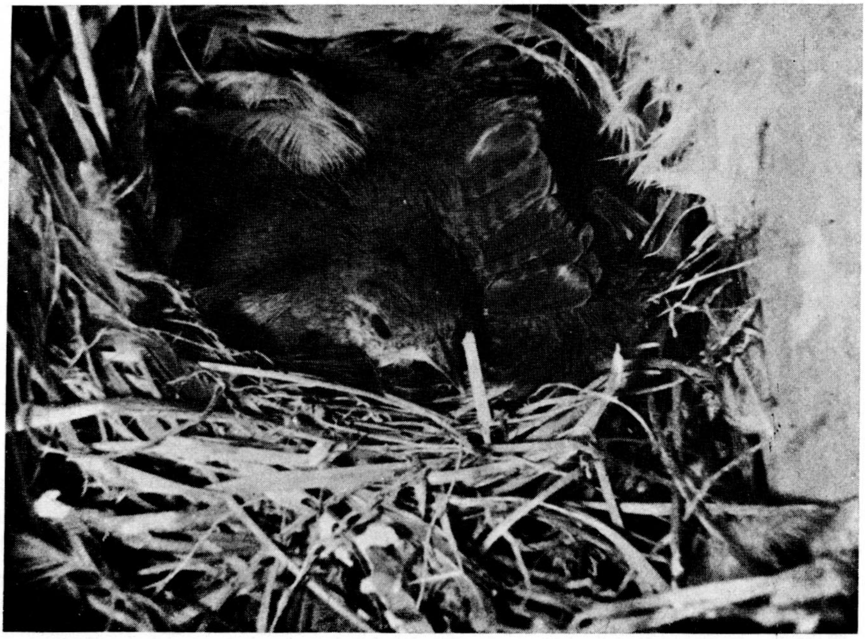

FIGURA 14. Polluelos de *Troglodytes aëdon* 15 días después de la eclosión.

tercio proximal de las mismas, lo cual parece conferirle a los polluelos suficiente capacidad locomotora para trasladarse cortas distancias entre los refugios de vegetación donde pasan aproximadamente una semana.

Existe variación considerable en cuanto a la edad de éxodo de los polluelos. Para once individuos de cuatro nidadas dicha edad fluctuó entre 16 y 21 días, con un promedio de 18.63 (d. s. = 1.298). No obstante, y a pesar de que la diferencia de edad entre polluelos de una misma nidada puede ser de dos o tres días, todos abandonan el nido al mismo tiempo. Desde los 16 días de edad cualquier perturbación del nido puede provocar un éxodo anticipado.

La Figura 15 describe el crecimiento de los polluelos previo al éxodo en cuanto a peso y longitud de la primera primaria izquierda, esta última como índice del desarrollo del ala. El aumento de peso tiene lugar de manera relativamente constante a una tasa promedio de 1.5 g por día hasta aproximarse al peso promedio de los adultos. A partir de ese momento el peso de los polluelos fluctúa ligeramente (menos de 1 g) y desciende de manera más apreciable en aquellos individuos de éxodo, relativamente tardío (19 y 20 días).

En el caso de la primera rémige primaria el desarrollo es todavía incompleto en el momento del éxodo y, dado que su ritmo de crecimiento disminuye a partir de los 16 días de edad, es probable que no alcance la longitud que presenta en los adultos hasta varias semanas después o, aun, hasta su segundo plumaje. Sin embargo, la diferencia es pequeña (4-5 mm) y no se traduce en una desventaja apreciable en relación con los adultos en cuanto a capacidad locomotora.

El tarso y el culmen, por otra parte, alcanzan su pleno desarrollo, 21.4 y 13.5 mm respectivamente en promedio para los adultos, desde los 15-16 días de edad.

Durante su primera semana fuera del nido los polluelos se mantienen juntos y sostienen un activo intercambio de vocalizaciones con los adultos. Aparte de las llamadas siseantes que acompañan a la actitud de solicitud de alimento, las vocalizaciones de los polluelos consisten en chasquidos cortos, repetidos en rápida sucesión y que son indistinguibles de los reclamos que emiten los adultos en situaciones de alarma.

A medida que progresan en su capacidad locomotora, hacia los 10-12 días después del éxodo, los juveniles comienzan a seguir a los adultos exponiéndose con más frecuencia en terrenos abiertos. Todavía es clara la tendencia a mantenerse agrupados, aunque ocasionalmente se encuentra a algún polluelo temporalmente separado de los otros de su nidada. Las comisuras amarillas son ahora mucho menos visibles y se hace más difícil distinguir a los juveniles de los adultos. Su dependencia alimentaria se acusa todavía en su persistencia en el seguimiento de los padres y en las constantes llamadas de solicitud.

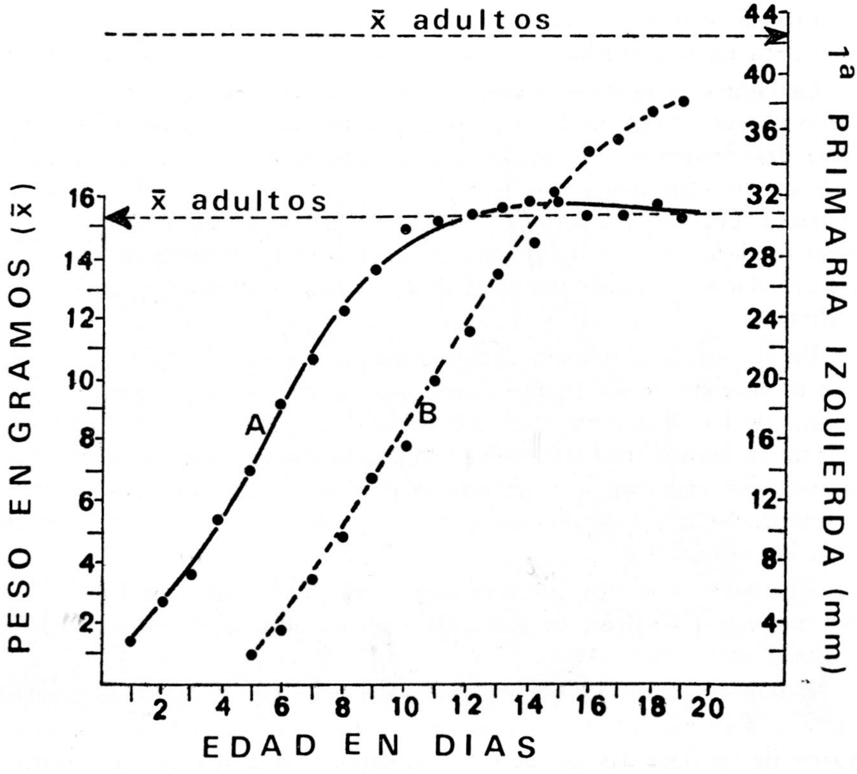

FIGURA 15. Crecimiento de polluelos de *Troglodytes aëdon*, previo al éxodo. a: peso en gramos. b. longitud de la primera primaria izquierda en milímetros. Excepto para los días 19 y 20 los puntos de la curva de peso corresponden a promedios para 13 < n <28. Para *B* el número de polluelos medidos en cada edad fluctuó entre 13 y 23, excepto para los días 5, 19 y 20. Ambas curvas ajustadas a ojo.

20 días después del abandono del nido, ampliamente superado ya el período de dependencia, los juveniles, aunque permanecen en el territorio parental, pierden todo contacto con los adultos. Se les ve buscando su propio alimento activamente y al atardecer se refugian individualmente en sitios diferentes del nido original.

La dispersión de los juveniles, es decir, su abandono del territorio parental, se produce de manera gradual y probablemente comience al término de su dependencia alimentaria cuando se les ve con frecuencia fuera de los límites de la que había sido su área habitual de actividad. No poseemos información sobre su vida entre este momento y el de su primera reproducción.

Ocasionalmente los adultos comienzan un nuevo nido cuando todavía se encuentran en el territorio los juveniles nacidos en el nido anterior. En un nido en proceso de construcción observamos frecuentes interferencias por parte de un juvenil, todavía con repliegues orales amarillos visibles, en su seguimiento de los adultos cuando éstos acarreaban materiales al nido. La hembra de esta pareja respondió agresivamente en varias oportunidades a la presencia del juvenil en las vecindades de la caja nidadera, obligándolo a desplazarse temporalmente. Aunque este juvenil no estaba marcado, su comportamiento permite pensar que se trataba de uno de los polluelos de la nidada inmediatamente anterior de la misma pareja.

Los tres juveniles que abandonaron el nido N° 11 el 20 de noviembre 78 permanecieron dentro del territorio hasta el final de nuestras observaciones tres meses después. Desde principios de enero 79 los padres habían iniciado su cuarto nido, en el cual eclosionaron cuatro polluelos entre el 30 de enero y el 2 de febrero 79. No observamos ninguna interacción que pudiera revelar antagonismo entre los adultos y los juveniles de su nidada anterior. Esta prolongada permanencia de los juveniles en el territorio parental probablemente constituya una situación excepcional, tal vez motivada en parte por la saturación de los territorios vecinos como obstáculo a los primeros intentos de dispersión de los juveniles. Nuestras observaciones sobre la intolerancia de los adultos territoriales con los juveniles provenientes de áreas vecinas (ver *Territorialidad*) confirma dicha posibilidad.

Por otra parte tampoco registramos intervención alguna por parte de los juveniles en la reproducción de los adultos.

Skutch (1953, 1960) refiere un caso de juveniles de esta misma especie que, habiendo permanecido en el territorio parental, contribuyeron a la alimentación de los polluelos de una segunda nidada de sus padres y uno de esta última, a su vez, ayudó posteriormente a alimentar a sus hermanos de una tercera nidada.

Ninguno de los 24 polluelos marcados hasta mayo 78 llegó a establecerse posteriormente en el área de estudio o sus vecindades inmediatas, con excepción de un individuo de cinco meses de edad que regresó para ocupar durante algunos días un territorio contiguo al de origen, todavía ocupado por sus padres, y que fue desplazado por un adulto recién llegado (ver *Territorialidad*).

Exito reproductivo.

Once de los nidos (45.38%) registrados en este estudio fracasaron completamente, es decir, no llegaron a producir polluelos debido a interferencia humana directa (saqueo y/o destrucción de huevos y polluelos). Por tal razón los hemos excluido del siguiente análisis.

De un total de 41 huevos puestos en los 13 nidos restantes eclosionaron 40 (97.56%) para una producción final de 37 polluelos que alcanzaron la edad de éxodo, lo cual significa un éxito reproductivo de 90.24% hasta dicho momento, con un promedio de 2.85 polluelos por nido.

Una hembra en particular (H-011, Tabla 5), para la cual pudimos establecer con certidumbre su actividad reproductiva total durante 1978, construyó en dicho año cinco nidos con un total de 14 huevos. Uno de los nidos fue destruido con 3 huevos. Los once huevos restantes produjeron 8 polluelos que llegaron a la edad de éxodo, un éxito reproductivo de 72.72%.

Dos polluelos murieron pocas horas después de la eclosión y uno cuando tenía 6 días de edad. En ninguno de los casos fue aparente la causa de muerte, aunque el último referido pertenecía a una nidada que el día anterior había registrado pesos visiblemente inferiores al promedio para su edad, así que no puede descartarse la posibilidad de muerte por desnutrición.

Finalmente, un huevo, el primero de su nidada, apareció perforado el mismo día de su postura y fue retirado horas después, probablemente por la hembra.

El parasitismo social por *Molothrus bonariensis* es frecuente en el Valle del Cauca y puede afectar negativamente el éxito reproductivo de *T. aëdon*. En el presente estudio evitamos dicha interferencia mediante el diseño de cajas nidaderas con agujeros de entrada de pequeño diámetro. En la actualidad estamos realizando observaciones sobre esta relación parasítica con el fin de evaluar sus diferentes aspectos.

TABLA 1

Duración de los períodos de asociación de 11 parejas de *Troglodytes aëdon*, número de nidos construidos durante dichos períodos y su localización. (V. figura 3).

	Parejas (macho/hembra)	*Período de asociación*	*Nidos*	*Cavidad Nº*
1.	M-02/H-01	Abril — Noviembre–77	3	1
2.	M-013/H-06	Junio — Julio–77	1	5
3.	M-013/H-018	Diciembre–77 — Octubre–78	3	5
4.	sm/H-011	Agosto — Septiembre–77	1	8
5.	sm/H-011	Noviembre–77 — Enero–78	1	8
6.	M-025/H-011	Abril — Julio–78	2	6
7.	sm/H-011	Septiembre — Noviembre–78	1	6
8.	sm/H-011	Diciembre–78 — Enero–79	1	6
9.	sm/H-011	Enero — Febrero–79 *	1	6
10.	M-030/H-029	Diciembre–77 — Febrero–79 *	4	9, 11, 4
11.	M-041/H-042	Octubre–78 — Febrero–79 *	1	5

---

sm: Sin marcar.

* : El estudio concluyó en febrero 79, así que esta fecha no implica necesariamente el final del período de asociación.

TABLA 2

Situación de las cavidades y número de nidos construidos en cada una por *Troglodytes aëdon* (V. figura 3).

Cavidad Nº	*Situación*	*Nidos*
1	Balcón en 4º piso, edificio de la Ciudad Universitaria. 11 m de altura.	3
4	En *Guazuma ulmifolia* aislado. A 2.5 m de altura.	2
5	En *Bauhinia sp,* borde de zona arborizada y próximo a plantación de sorgo. A 2.2 m de altura.	6
6	En *Erythrina sp,* próximo a mata de *Guadua angustifolia.* A 2.0 m de altura.	6
8	En *Inga sp,* interior de zona arborizada. A 2.0 m de altura.	2
9	En muro de ladrillo de edificación. A 3.5 m de altura.	2
10	Bajo alero de una casa suburbana. A 3.0 m de altura.	1
11	Entrenudo de guadua, en emparrado rústico. A 1.7 m de altura.	1
12	Bajo plancha de concreto, orilla de reservorio para riego. A 0.5 m de altura.	1

TABLA 3

Composición de 3 nidos de *Troglodytes aëdon*

Materiales	*Peso en g (% del peso total)*		
	1	*2*	*3*
a) Base del nido (material leñoso)	33.73 (64.14)	4.20 (12.58)	37.10 (63.81)
b) Material fino (raíces, corteza, fibras)	14.11 (26.83)	26.14 (78.34)	16.91 (29.08)
c) Polietileno, celofán, mudas de reptil	1.51 (2.87)	1.23 (3.68)	2.39 (4.11)
d) Plumas	3.24 (6.16)	1.80 (5.40)	1.74 (3.00)
e) Total de material de recubrimiento (*c* y *d*)	4.75 (9.03)	3.03 (9.08)	4.13 (7.11)
PESO TOTAL	52.59 (100)	33.37 (100)	58.14 (100)

TABLA 4

Peso, dimensiones y forma de los huevos de *T. aëdon.*

Característica	*n*	$\bar{x} \pm d.s.$	*mín.*	*máx.*
Peso (g)	58	1.89 ± 0.189	1.6	2.4
Longitud (mm)	46	18.53 ± 0.492	17.7	19.7
Diámetro (mm)	46	13.85 ± 0.426	13.0	14.5
Indice de forma *	46	74.41 ± 2.35	69.03	78.45

---

* Calculado según I = 100 (diámetro/longitud) (Kendeigh *et al.*, 1956).

TABLA 5

Número de huevos en nidadas sucesivas por hembras marcadas de *T. aëdon.*

Hembra	*Número de huevos por nidada*						
H-01	4	4					
H-018	4	3	3				
H-011	3	3	3	3	3	2	3
H-029	3	3	3 *	4			

---

* Número original de huevos desconocido; el nido contenía 3 polluelos al encontrarlo.

TABLA 6

Duración de los períodos de atención y recesos por hembras de *T. aëdon* en incubación.

	Tiempo de Observación (%)	*Número de períodos*	$\bar{x} \pm d.s.$ *(min)*	*rango (min)*
Hembra en el nido	833 min (65)	37	22.51 ± 13.22	2 – 67
Hembra fuera del nido	449 min (35)	38	11.81 ± 6.29	2 – 29

TABLA 7

PARTICIPACION RELATIVA DE MACHO Y HEMBRA EN LA ALIMENTACION DE LOS POLLUELOS Y TASA PROMEDIO DE VISITAS CON ALIMENTO EN NIDOS DE *TROGLODYTES AËDON*.

Edad (días)	*Nidos observados*	*Tiempo de observación (horas)*	*VISITA CON ALIMENTO*				*Tasa*
			Hembra	*(%)*	*Macho*	*(%)*	*Visita/hora/polluelo*
0	3	8.55	17	68.0	8	32.0	2.17
1	3	5.75	9	37.5	15	62.5	2.50
2	4	10.08	25	54.3	21	45.7	2.30
3	3	7.58	20	44.4	25	55.6	2.10
4	4	12.78	34	37.4	57	62.6	1.80
5	2	2.08	10	37.0	17	63.0	3.70
6	3	6.75	29	50.9	28	49.1	3.00
7	1	3.00	11	55.0	9	45.0	3.30
8	3	6.61	32	56.1	25	43.9	3.10
9	3	6.75	36	50.0	36	50.0	2.90
10	1	1.50	6	66.7	3	33.3	3.00
11	1	3.00	7	46.7	8	53.3	2.50
12	2	4.16	16	45.7	19	54.3	4.00
13	2	7.50	56	58.3	40	41.7	4.20
14	3	7.00	30	62.5	18	37.5	3.10
15	3	10.50	52	75.4	17	24.6	3.30
16	1	1.63	6	60.0	4	40.0	3.00
17	3	7.58	26	76.5	8	23.5	2.65
18	—	—	—	—	—	—	—
19	1	2.0	16	88.9	2	11.1	3.00
TOTAL		114.8	438	54.9	360	45.1	

RESUMEN

El presente trabajo describe la reproducción de *Troglodytes aëdon* (Aves: Troglodytidae) en el Valle del Cauca (3° 32' 20" N y 76° 31' 57" W, 976 m), Colombia, con base en observaciones de 24 nidos y de 44 individuos (11 adultos, 33 juveniles) anillados para su reconocimiento individual. Los machos mantuvieron territorios permanentes de propósito múltiple cuyo tamaño promedio fluctuó entre 0.12 y 0.28 Ha. El vínculo sexual monogámico se conservó a lo largo de varias nidadas sucesivas y todos los cambios en la composición de las parejas siguieron a la desaparición de uno de los miembros.

T. aëdon anida generalmente en cavidades y la mayoría de los nidos del presente estudio fueron construidos en nidales artificiales. Macho y hembra participaron en el proceso de la construcción, siendo notablemente mayor el aporte de la hembra en la etapa final. La construcción del nido ocupó entre 8 y 37 días. Los huevos fueron puestos a intervalos de aproximadamente 24 hr en las primeras horas de la mañana. Sus dimensiones y peso, en promedio, fueron respectivamente 18.5 x 13.8 mm y 1.8 g. El tamaño de la nidada fluctuó entre 2 y 4 huevos, con un promedio de 3.2. El máximo número de nidadas para una hembra fue de 7 (20 huevos) en un período de 17 meses y con un intervalo mínimo de 48 días entre posturas. Unicamente las hembras incubaron y dedicaron a este proceso entre 65 y 88% de su tiempo diurno. El promedio de duración para el período de incubación fue de 15 días y concluyó con eclosiones tanto seriadas como simultáneas. Durante los primeros siete días la hembra dedicó el 37% de su tiempo diurno a cubrir los polluelos.

Ambos padres alimentaron a los polluelos, siendo significativamente mayor el aporte de la hembra. El promedio horario de visitas fue de 2.8 por polluelo. Lepidópteros, saltamontes y arañas conformaron en conjunto, más del 80% de los ítems traídos al nido. Después del éxodo los juveniles recibieron alimento de los padres durante unas dos semanas. El éxodo tuvo lugar entre 16 y 21 días después de la eclosión. Se describe el crecimiento previo al éxodo y se evalúa con base en peso corporal y longitud de la primera primaria. Algunos juveniles permanecieron en el territorio parental tres meses o más y coincidieron con segundas nidadas de sus padres durante ese tiempo, pero no intervinieron en la crianza de los polluelos de tales nidadas.

En promedio la productividad fue de 2.8 polluelos en edad de éxodo, un éxito reproductivo de 90.2%. Se registró actividad reproductiva en todos los meses del año excepto marzo, con máximos en abril y noviembre-diciembre en coincidencia con las épocas más lluviosas.

SUMMARY

The breeding biology of the Southern House Wren was investigated at 24 nests between may 1977 and february 1979 in the Cauca Valley (3° 32' 20" N, 76° 31' 57" W, 976 m), Colombia. Eleven adults and 33 juveniles were banded for individual identification. Males maintained permanent, multiple purpose territories throughout the year. Preliminary estimates of territory size ranged from 0.12 to 0.28 Ha. Pair bonds lasted several nestings in succession, and all changes in composition of the pairs followed disappearance of one of the members.

Nest-boxes were readily accepted. Male and female cooperated in nest building but the latter contributed most of the material during the final stage. Building lasted between 8 and 37 days. Eggs were laid early in the morning at intervals of about 24 hr, and averaged 18.5 x 13.5 mm and 1.9 g. Clutch size ranged from 2 to 4 eggs, and averaged 3.2. One female laid 7 clutches (20 eggs) in 17 months, with a minimum interval of 48 days between clutches. Females alone incubated and devoted 65-88% of her diurnal time to this chore. Incubation period averaged 15 days, and hatching was either serial or simultaneous. For the firs seven days after hatching the female broded the young for 37% of her diurnal time.

Both parents fed the young, the contribution by the female being significantly greater. Young were fed at an hourly average rate of 2.8 times per capita. Lepidoptera, grasshopers, and spiders together accounted for 80% of the items brought to the nestlings. After fledging the young were fed for about two weeks. Young fledged between 16 and 21 days after hatching. Their development and behavior are described, and growth curves are given for body weight and length of first primary. Some juveniles stayed in the parental territories for as long as three months after fledging, and thus coincided with second nestings by their parents during this period but did not play any role in the rearing of siblings.

Productivity averaged 2.8 fledgelings per brood, a 90.2% nesting success. Breeding activity was recorded in every month of the year except March. Peaks of breeding in april and november-december coincided with rainfall peaks.

AGRADECIMIENTOS

Los autores manifiestan su sincero agradecimiento a Mauricio Barreto, Pic Bayley, Jaime R. Cantera, Carlos A. Carvajal, Pilar Hernández y Efraín Rubio, por su efectiva ayuda en el campo, así como a William Eberhard y Mary Jane West Eberhard, en cuya propiedad "Los Guamos" se realizaron

observaciones. M. Barreto contribuyó además generosamente con la identificación de los artrópodos. William Ospina, de la Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC, permitió nuestro acceso a los registros de temperatura y precipitación. Ramiro Ospina, de la Universidad del Valle, suministró el plano del área de estudio. Ralph J. Raitt, de New Mexico State University, atendió gentilmente a nuestras solicitudes de literatura. Gabriel Alvarez, Jaime R. Cantera y Luis G. Naranjo, hicieron valiosas sugerencias sobre un manuscrito inicial. Michael Alberico corrigió el resumen en inglés.

El presente artículo fue escrito mientras el autor principal disfrutaba del beneficio de año sabático por la Universidad del Valle, Cali, y de una beca del Ministerio de Educación y Ciencia de España, en la Estación Biológica de Doñana, Sevilla. En esta última institución Carlos M. Herrera y Ramón C. Soriguer contribuyeron a mejorar varios aspectos del trabajo.

LITERATURA CITADA

Bent, A. C. 1948. Life histories of North American nuthatches, wrens, thrashers, and their allies. U. S. Natl. Mus. Bull., **195:** 113-146.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch-size. Evolution, **20:** 174-184.

Dunn, E. H. 1976. The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. Wilson Bull., **88:** 478-482.

Espinal, L. S. 1968. Visión ecológica del Departamento del Valle del Cauca, Cali, Colombia: Universidad del Valle.

French, R. 1973. A guide to the birds of Trinidad and Tobago. Wynnewood: Livingston Publ. Co.

Haverschmidt, F. 1952. Nesting behavior of the Southern House Wren in Surinam. Condor, **54:** 292-295.

Hinde, R. A. 1956. The biological significance of territories of birds. Ibis, **98:** 340-369.

Kendeigh, S. C. 1941. Territorial and mating behavior of the House Wren. Ill. Biol. Monogr., **18:** 1-120.

— 1963. New ways of measuring the incubation period of birds. Auk, **80:** 453-461.

Kendeigh, S. C., T. C. Kramer, and F. Hamerstrom. 1956. Variations in the egg characteristics of the House Wren. Auk, **73:** 42-65

Kroodsma, D. E. 1973. Coexistence of Bewick's Wrens and House Wrens in Oregon. Auk, **90:** 341-352.

Schauensee, R. M. De. 1964. The birds of Colombia. Wynnewood: Livington Publ. Co.

Skutch, A. F. 1940. Social and sleeping habits of Central American wrens. Auk, **57:** 293-312.

— 1953. Life history of the Southern House Wren. Condor, **55:** 121-149.

— 1960. Life histories of Central American Birds. Pacific Coast Avifauna, **33:** 155-158.